Rev. Écol. Biol. Sol, 1972, T. IX, 4, pp. 655-670.

État actuel des connaissances sur les relations entre la Microfaune et la Microflore édaphiques

PAR

R. MIGNOLET (1)

59 Naamsestraat, Université de Louvain, Belgique

> « Du point de vue de l'écologie dynamique les interactions de la faune et de la microflore dans les cycles biogéochimiques sont, en général, de nature différente mais se complètent l'une l'autre en une synergie remarquable nécessaire à une pédogenèse équilibrée. »
>
> (Dommergues et Mangenot, 1970).

INTRODUCTION

Lorsque l'on se penche sur les travaux réalisés jusqu'à présent dans le domaine de l'écologie du sol, on s'aperçoit qu'ils concernent soit la microfaune, soit la microflore, mais que peu d'auteurs se sont attachés à l'étude conjointe de ces deux groupes d'organismes. Or, s'il est vrai que des facteurs physiques (température, hygrométrie...) et chimiques (pH, éléments minéraux...) conditionnent fortement la répartition spatiale de la faune, c'est surtout par l'intermédiaire de la flore que se manifeste l'action de ces facteurs.

A l'heure actuelle, des chercheurs de plus en plus nombreux réalisent l'intérêt que prend la mise en commun des données recueillies par les Zoologistes, les Microbiologistes, les Palynologues, les Pédologues, et traitées avec l'aide de Biométriciens.

La réalisation de cet objectif suppose la formation d'équipes de cher-

(1) Reçu le 14-V-71.

(1) Boursier de l'I.R.S.I.A. — Attaché au Laboratoire d'Écologie générale et expérimentale (Dir. Prof. Ph. Lebrun).

cheurs regroupant ces différentes spécialités, qui reprennent les données acquises dans un esprit critique et les vérifient sur le terrain.

Le présent travail n'a pour autre objectif que de regrouper de la façon la plus complète possible les données que nous possédons sur les relations unissant la pédofaune et la mycoflore.

ODUM (1962) distingue 8 types d'interactions possibles entre deux populations : la compétition, le neutralisme, le mutualisme, la protocoopération, le commensalisme, l'amensalisme, le parasitisme et la prédation.

Nous montrerons d'abord que la plupart de ces interactions existent entre la pédofaune et la pédoflore. On en fera ensuite la synthèse, ce qui permettra de débattre les problèmes techniques posés par ce type d'étude.

1. — LES DIFFÉRENTS TYPES D'INTERACTIONS ENTRE LA PÉDOFAUNE ET LA MYCOFLORE

A. — LA PRÉDATION.

C'est le type d'interaction qui a été le plus étudié. Généralement les observations dans ce domaine ont été réalisées en laboratoire (examen du tube digestif et des déjections, mise en culture des déjections, étude des enzymes du tube digestif, expériences de comportement, études morphologiques), l'observation « in vivo » n'étant possible que pour des animaux et des champignons d'assez grande taille.

a) **Les Acariens.**

Deux groupes importants d'Acariens du sol comportent des espèces mycophages : les Uropodinés et, surtout, les Oribates.

SCHUSTER (1956), sur la base de critères morphologiques touchant les pièces buccales (rapport *digitus fixus - digitus mobilis*), d'examens du contenu digestif, d'observations « in vitro », divise les Oribates phytophages en trois groupes. Les « macrophytophages » se nourrissent de débris végétaux (feuilles en décomposition, bois mort), les « microphytophages » de pollen, d'algues, de lichens et surtout de champignons ; les « non spécialisés » ont un régime alimentaire qui n'est pas établi avec précision, ou leur nourriture s'apparente à la fois aux types macro- et microphytophage.

La part prise par la mycoflore dans l'alimentation de ces animaux a fait l'objet de plusieurs travaux. FARAHAT (1966) s'est attaché à distinguer les consommateurs d'hyphes des mangeurs de spores au moyen d'analyses de contenu digestif et de déjections couplées des expériences de comportement. MURPHY (1956), HARTENSTEIN (1962 a) KÜHNELT (1963 a), LUXTON (1966), MIGNOLET (1971), les premiers se basant sur les mêmes techniques, le dernier recourant de surcroît à la mise en culture des fèces, suggèrent l'existence d'une sélectivité dans l'alimentation des Oribates mycophages. La plupart des auteurs (FORSSLUND, 1943 ; WOODRING, 1963 ; RAJSKI, 1966...) ne rapportent à ce sujet que des généralités.

Suite à ces travaux, on peut dire que, d'une façon générale, la mycoflore constitue une grande partie de la nourriture des Oribates phytophages (pré-

dation directe ou accidentelle), qu'il semble exister une sélectivité dans l'alimentation fongique et que le mycélium est préféré aux fructifications.

La belle étude de ZINKLER (1971) sur les carbohydrases du tube digestif des microarthropodes est encore trop incomplète pour nous donner des informations sur leur capacité de digestion des champignons. On sait en effet que les membranes cellulaires des champignons supérieurs sont composées essentiellement de chitine ; or ZINKLER n'a pas encore pu mettre en évidence des chitinases dans le tube digestif des Oribates.

b) **Les Collemboles.**

La plupart des auteurs (GISIN, 1941 et CHRISTIANSEN, 1964 ; DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951 ; POOLE, 1959 ; CASSAGNAU, 1961 ; VON TÖRNE, 1961 ; CHRISTIANSEN, 1964 ; FARAHAT, 1966) s'accordent pour considérer que la flore fongique constitue la nourriture essentielle d'un grand nombre de Collemboles. GISIN (1948) considère l'existence d'une sélectivité dans ce type d'alimentation et suggère (GISIN, 1952) une forte corrélation entre les répartitions spatiales des Collemboles et de la Mycoflore. KÜHNELT (1963 b) rapporte, quant à lui, que les Collemboles sont très abondants dans les litières acides riches en mycelium.

L'examen du contenu digestif suggère à POOLE (1959) que les espèces les plus grandes se nourrissent surtout de champignons du sol, tandis que les plus petites intègrent directement l'humus. Il ajoute qu'il n'y a pas de grandes différences dans le régime alimentaire des espèces de même taille mais qu'il y a une variation évidente dans la quantité consommée aux différentes saisons. D'autre part, on sait que la taille des espèces constitutives de la microfaune diminue, en règle générale, avec la profondeur. On a pu le vérifier pour les Oribates (LEBRUN, 1971). Nous pourrions donc élargir les conclusions de POOLE en disant que les Collemboles qui vivent dans les couches profondes sont surtout des saprophages.

BÖDVARSSON (1970) a cherché à quantifier la part prise par les champignons dans l'alimentation de 7 espèces communes de Collemboles. Suite à de minutieuses observations, il conclut :

« The more superficially the species lives, the less food the individuals eat and the greater the fungal part of the eaten food is. This indicates, in my opinion, that fungal hyphae are the most valuable ingredient of the food of these species. Spores, pollen, grains and exuvia are of minor importance. »

c) **Nématodes.**

Ici la relation de prédation existe dans les deux sens : on trouve aussi bien des Nématodes mycophages que des Champignons nématophages.

NIELSEN (1949 in NIELSEN, 1967) suggère de diviser les Nématodes en trois groupes écologiques :

1) les espèces s'alimentant de liquides obtenus en perçant les racines et les membranes cellulaires ;

2) les espèces se nourrisant particulièrement de bactéries et d'algues. C'est le cas de la majorité des Nématodes libres ;

3) certaines espèces, enfin, s'attaquant à des organismes relativement grands : Protozoaires, Nématodes, Rotifères.

A ces trois groupes on adjoint une quatrième catégorie regroupant les Nématodes à régime alimentaire inconnu.

MANKAU et MANKAU (1963) ont montré qu'il existe une certaine sténophagie chez *Aphelenchus avenae* qui se nourrit préférentiellement de champignons phytopathogènes et surtout de *Fusarium spp.*

CAYROL (1970) a pu filmer le mécanisme d'attaque des filaments mycéliens par *Ditylenchus myceliophages* : « l'animal oriente son stylet perpendiculairement au filament et l'anime d'un rapide mouvement de va et vient qui lui permet de perforer la membrane en une seconde. Immédiatement après, le Nématode aspire en 30 secondes environ une quantité de cytoplasme correspondant sensiblement à la capacité d'absorption de son oesophage et qui varie avec le stade considéré ». Comme le souligne CAYROL les dégâts occasionnés par les Nématodes mycophages sont particulièrement importants.

La matière organique morte qui constitue le substrat de prédilection des Nématodes ne fait en aucun cas partie de leur alimentation. HIRSHMANN (1952 in NIELSEN, 1967) a montré que *Rhabiditis storygloides*, par exemple, est incapable de consommer des microorganismes morts.

On sait également que les Nématodes du sol sont la proie de champignons (DUDDINGTON, 1955 ; ALEXOPOULOS, 1962 ; WARCUP, 1967 ; NIELSEN, 1967 ; BACHELIER, 1963...) qui développent de véritables pièges pour ces animaux.

DUDDINGTON (1955) distingue trois groupes de champignons nématophages : les Zoopagales qui collent les Nématodes à leur mycelium puis les colonisent intérieurement en les vidant, les Hyphomycètes endozoïques qui développent leur mycélium dans le tube digestif de ces animaux puis percent les téguments et les Hyphomycètes captureurs de Nématodes qui possèdent selon le cas des protubérances collantes ou de véritables collets qui étranglent ces animaux.

TRIBE (1960) a décrit un intéressant phénomène de succession d'organismes qui dégradent un substrat cellulosique (en l'occurrence de la cellophane) enfoui dans le sol. Aux Chytridales succèdent des champignons filamenteux qui, nécrosés, serviront de substrat à des bactéries. Les débris de celles-ci ne pourront plus être colonisés que par des champignons prédateurs qui détruiront les Nématodes attirés par les bactéries cellulolytiques.

Signalons enfin que WAID (1960) a pu observer une corrélation entre le degré de colonisation par les champignons de feuilles de litière et la quantité de Nématodes envahissant ce même substrat (Tableau I).

d) **Autres animaux du sol.**

Nombre de Pauropodes, de Symphyles, de Protoures et d'Insectes supérieurs (Psocoptères, Dermaptères, Diptères Mycétophilides, quelques Silphides) se nourrissent également de champignons (COMSTOCK, 1950 ; SEGUY, 1951 ; BACHELIER, 1963...). Certains Protozoaires sont capables d'ingérer des levures ou les fructifications mucilagineuses de quelques champignons (HEAL, 1963).

Le rôle de ces organismes dans la pédogénèse et la dynamique des sols étant encore mal connu, nous n'entrerons pas dans le détail de leurs relations avec la Mycoflore.

TABLEAU I

L'invasion des feuilles de chêne en décomposition par les champignons et les Nématodes (collectées pendant la chute des feuilles et placées sur le sol en novembre)

	Long. des hyphes par champ microscopique Moyenne 20 champs, taille échantillon = 6 feuilles	Nombre de champs avec hyphes	Nombre de Nématodes par g de poids sec de feuilles, taille échantillon = 12 feuilles
Novembre 1956	0	0	0.3
Décembre 1956	1.4	3	1.8
Janvier 1957	4	7	5.4
Février 1957	3.5	9	9.9
Mars 1957	2.6	8	9.4
Avril 1957	2.0	8	1.7
Mai 1957	1.8	8	15.5
Juin 1957	4.0	9	10.3
Juillet 1957	5.4	10	37.1
Août 1957	4.0	10	43.5
Septembre 1957	13.3	10	—
Octobre 1957	8.8	14	—
Janvier 1958	2.6	7	—

D'après WAID, J.S., 1960.

B. — MUTUALISME ET PROTOCOOPÉRATION : INTERACTIONS NUTRITIONELLES RÉCIPROQUES.

Parmi les animaux édaphiques, il apparaît que ce sont essentiellement les insectes xylophages qui réalisent avec la mycoflore des associations mutualistes « sensu stricto » (cultures de Xylaria et Volvaria par les Termites, mycoflore des tubes digestifs...).

Dans le tube digestif des Acariens on a pu mettre souvent en évidence la présence de bactéries symbiotiques (HUGHES, 1959).

De même, WOODRING et COOK (1962) au cours d'une étude sur *Ceratozetes cisalpinus* ont observé que les larves de cet Oribate devaient ingérer des moisissures avant d'être capables de s'alimenter des débris végétaux qui constituent l'ordinaire des adultes. Ce fait s'interprète de la façon suivante : les larves « empruntent » aux moisissures les enzymes que leur tube digestif n'est pas capable de synthétiser.

On peut cependant considérer que la plupart des Oribates, Collemboles et Nématodes développent avec cette flore des relations de type « symbiotique » au sens large du terme.

Comme le remarque MACFADYEN (1964), les Microorganismes du sol sont limités dans leur efficacité par leur lente pénétration de substrats épais, leur

faible pouvoir de dispersion, leur sensibilité aux agents biostatiques, la spécificité de leur activité, et la réduction de cette activité par la sénescence des colonies.

Nous allons voir que les champignons, source de nourriture pour nombre de saprophages du sol, trouvent dans leurs relations avec ces animaux l'occasion d'augmenter leur efficacité.

Tout d'abord, les décomposeurs de litière, par leur action mécanique de fragmentation, augmentent de façon considérable la surface d'attaque des débris végétaux (SCHUSTER, 1956 ; NEF, 1957). On peut estimer (NEF, 1957) qu'une aiguille de pin sylvestre de 180 mm² de surface présentera, après avoir subi l'action des Microarthropodes, une surface de 1,8 m².

Le transit par le tractus digestif des différents matériaux les rend également plus accessibles (action enzymatique : ZINKLER, 1971) à l'attaque des microorganismes.

De plus, il est bien établi que la microfaune du sol joue un rôle de dissémination des microorganismes, et de la mycoflore en particulier. Cette dissémination peut être soit purement « passive » (simple transport sur la surface externe des animaux) soit « endozoochorique » ; il semble en effet prouvé à l'heure actuelle que, tant chez les Oribates (SHEREEF, 1971 ; MIGNOLET, 1971) que chez les Collemboles (POOLE, 1959), des Champignons viables sont expulsés dans les fèces. Quant aux Lombricides, ils rejettent principalement des Bactéries et des Actinomycètes, tandis que les Algues, les Levures et les Champignons sont en partie détruits, les Bactéries trouvant dans le tube digestif de ces animaux un milieu favorable à leur prolifération.

Enfin, la microfaune, par ses déplacements et son activité alimentaire (BÖDVARSSON, 1970) amène un brassage des matériaux organiques et la formation dans le sol de cavités qui donnent aux moisissures la possibilité de se régénérer et de former des fructifications (WARCUP, 1967).

Ajoutons à cela que les animaux mangeurs de litière seraient incapables d'assimiler les débris végétaux s'ils n'étaient au préalable traités par les microorganismes (cf. entre autres BERTHET, 1964 ; RAJSKI, 1966 ; LEBRUN, 1968) et l'on comprendra que le terme « symbiose » proposé pour qualifier leurs relations est loin d'être exagéré.

C. — LE COMMENSALISME.

HARTENSTEIN (1962 b) a montré que *Protoribates lophotrichus* se nourrit spécifiquement du parenchyme des feuilles mortes à condition que celui-ci soit riche en microorganismes vivants. LITTLEWOOD (1967) a réalisé le même type d'observation en présentant des algues aux Oribates qu'elle étudiait.

Il semble donc exister entre les espèces macrophytophages de ce groupe d'Acariens et les microorganismes une relation de commensalisme au sens d'ODUM (1962) : le commensalisme est une relation spécifique telle que l'un des partenaires a besoin de la présence de l'autre tandis que l'activité de celui-ci est indépendante de la présence du premier.

On peut émettre plusieurs hypothèses pour interpréter ce fait. HARTENSTEIN (1962) a tenté de vérifier si les microorganismes présents dans le paren-

chyme foliaire servaient de nourriture à *Protoribates* ou étaient employés par lui comme flore intestinale. Les techniques qu'il a utilisées, bien que très ingénieuses n'ont pu lui permettre de trancher exactement la question mais ses observations le portent à croire que la première hypothèse était la bonne.

Cette explication nous semble insuffisante : *Protoribates* refuse en effet de se nourrir de feuilles stérilisées. Le parenchyme foliaire perd donc tout pouvoir attractif pour l'Oribate quand il ne contient plus que les « cadavres » de la flore colonisatrice. Quel(s) facteur(s) attractif(s) perdent les microorganismes au cours du processus de stérilisation au point de rendre leur substrat inappétent pour l'Oribate ?

LITTLEWOOD (1963) suggère que la micoflore contaminant ses cultures d'algues était utilisée par les Oribates comme source d'enzymes digestives.

Peut-être, en définitive, l'explication, simpliste au premier abord, de RAJSKI (1966) sur la sensibilité des Oribates au goût de la nourriture ingérée pourrait-elle rendre compte de ce phénomène.

Nous ne disposons pas d'informations sur l'existence de ce type d'interaction chez d'autres groupes du sol.

D. — LA COMPÉTITION.

Pédofaune saprophage et Mycoflore s'intéressant aux mêmes substrats, RIHA (1951) suggère que la relation Oribates-Mycoflore est de type compétitif. « Par suite de leur énorme quantité, les Oribates contribuent à la transformation des détritus et entravent l'apparition des champignons inférieurs par la rapide absorption des matériaux organiques pourrissant de la forêt. Aux endroits où les Oribates détritiphages sont moins nombreux (...), l'attaque des résidus par les champignons est moins contrariée, mais la présence des champignons entrave de son côté la propagation des Oribates qui, en général évitent les champignons. A ces endroits les Collemboles sont particulièrement nombreux ». Après ce que nous avons vu du mutualisme caractérisant les relations pédofaune-microorganismes, cette affirmation peut être mise en doute : il nous apparaît que dans le cas rapporté par RIHA, la compétition se situe plutôt entre les Oribates et les Collemboles pour la conquête d'un même substrat nutritif. LEBRUN (1971) dans une étude des relations entre Oribates et Collemboles émettait le même type d'hypothèse.

On peut cependant distinguer dans le sol un autre type de compétition que celui qui caractérise la lutte pour le substrat alimentaire : « Sans aller jusqu'à la destruction, la plupart des organismes du sol, par les seules modifications qu'ils apportent au milieu, limitent l'espace vital de nombreux autres organismes » nous dit BACHELIER (1963), qui ajoute : « J'ai pu observer dans des élevages de laboratoire des Collemboles isolés sur des herbes envahies par un champignon. Ces Collemboles ne pouvaient apparemment pas pénétrer dans le filet mycélien du champignon colonisateur mais en revanche, en s'attaquant à l'herbe sur laquelle ils vivaient, ces Collemboles avaient modifié par leurs déjections les conditions physicochimiques du milieu et le champignon de son côté ne pouvait pas non plus pénétrer dans leur domaine. Nous eûmes là un équilibre qui dura plusieurs mois jusqu'au remplacement du champignon par un autre moins hostile aux Collemboles. »

Il s'agit donc ici d'une compétition pour l'espace vital, phénomène très général dans les milieux naturels où le « struggle for life » est toujours très sévère.

E. — LE PARASITISME.

On connaît de nombreux champignons entomoparasites : plusieurs ont été utilisés avec succès dans la lutte biologique contre les insectes nuisibles (De Bach, 1964). Mais ceci intéresse davantage l'entomopathologie (Steinhaus, 1963) que l'écologie du sol.

Comme nous l'avons signalé, plusieurs espèces d'Hyphomycètes endozoïques développent leur mycélium à l'intérieur des Nématodes (Duddington, 1955 ; Bachelier, 1963). Wibo (comm. pers.) croit avoir observé également ce type de parasitisme chez un Collembole Isotomidé.

Nous ne possédons pas de renseignements sur l'existence éventuelle de ce type d'interactions de la mycoflore avec les Acariens édaphiques.

F. — AUTRES INTERACTIONS.

Les deux derniers types d'interactions distinguées par Odum se rencontrent certainement dans le sol. Il est probable en effet que si les toxines secrétées par certains microorganismes empêchent le développement de certains autres (fongistase, mycolyse), elles seraient également un facteur de répulsion pour une partie de la microfaune (amensalisme). De même, il se pourrait que certaines modifications de substrats provoquées par la microfaune les rendent inaccessibles à l'attaque de la microflore.

G. — DISCUSSION.

Il apparaît donc que dans les processus d'humification la faune du sol a surtout un rôle indirect : celui de stimuler la microflore.

1. En fragmentant la matière organique, elle la rend plus accessible à l'action enzymatique des microorganismes ; elle l'humecte au cours du transit digestif et, parfois, l'incorpore au sol ; enfin, selon Dommergues et Mangenot (1970) le rapport C/N des déjections est très souvent abaissé par rapport à celui du matériel d'origne.

2. Les animaux exercent un rôle régulateur sur la mycoflore et contribuent à déterminer l'équilibre Bactéries/Champignons. Ils éliminent les vieilles colonies et permettent ainsi l'établissement de stades sériels : des espèces fongiques à actions spécifiques se succèdent en dégradant d'abord la cellulose et les hémicelluloses ; viennent ensuite les champignons ligninolytiques, keratinolytiques, chitinolytiques... (cf. entre autres Pugh, 1970).

3. La faune joue un rôle de dissémination de la mycoflore soit passivement (transport sur la surface du corps) soit par voie endozoochorique (rejet de spores viables dans les déjections).

4. Par ses déplacements, elle amène un brassage des matériaux et la formation dans le sol de cavités permettant la formation de fructifications (> 200 µ dans le cas des sporanges de Mucorales, d'après Dobbs et Hinson, 1960).

5. Enfin, les excréments des animaux apparaissent comme des foyers à partir desquels les différents groupes de microorganismes peuvent s'étendre dans le sol voisin.

Pour toutes ces raisons, on peut dire que la microfaune édaphique est avant tout, pour reprendre l'expression de MACFADYEN (1964), un catalyseur de l'activité microbienne.

2. ASPECT TECHNIQUE DU PROBLÈME

Comme nous l'avons souligné au passage, la plupart des données que nous possédons à l'heure actuelle sur les interactions entre la microfaune et la mycoflore édaphique ont été recueillies en laboratoire. On ne peut cependant ignorer les modifications de comportement que cause souvent, si pas toujours, le fait de transplanter des animaux dans un milieu artificiel. Il pourrait se faire, comme le remarque CASSAGNAU (1961), « que certains animaux en laboratoire se nourrissent de n'importe quoi, tandis que dans leur milieu naturel, ils choisissent un ou deux substrats parmi le choix qui leur est présenté ».

Une étude plus large du problème et particulièrement de la spécificité des relations mycoflore-pédofaune (sténophagie, symbiose, commensalisme, parasitisme obligatoire) place l'expérimentateur devant la nécessité de vérifier ses observations de laboratoire sur le terrain c'est-à-dire tenter d'établir des corrélations entre les répartitions spatiales (horizontale et verticale) et saisonnière de la microfaune et de la mycoflore.

a) RÉPARTITION SPATIALE DE LA MICROFAUNE ET DE LA MYCOFLORE.

On sait que la plupart des animaux du sol ont une répartition spatiale non homogène. La distribution de recensement obtenue à partir de quadrats la plus couramment employée est la Binomiale Négative.

Dans son étude sur les Oribates édaphiques, GÉRARD (1970) a mis en évidence une répartition hétérogène en agrégats résultant à la fois de mécanismes intraspécifiques et des conditions hétérogènes de l'habitat. Pour les Oribates des litières forestières, GÉRARD considère que cette dernière action est prépondérante.

Pour pouvoir établir des corrélations entre les répartitions spatiales de la Pédofaune et de la Mycoflore, il faut évidemment mettre en évidence au préalable une hétérogénéité de cette flore. Si de nombreux Mycologues ont pu reconnaître divers groupes écologiques de champignons possédant des avantages compétitifs pour la colonisation de substrats particuliers (GARRET, 1956 ; HENDERSON, 1960 ; TRIBE, 1960, 1961 ; EGGINS et PUGH, 1962 ; HALLIWEL et RIAZ, 1970 ; DOMMERGUES et MANGENOT, 1970...) peu d'entre eux se sont attachés à l'étude des répartitions spatiales de ces organismes (GAMS et DOMSH, 1967 ; PARKINSON, 1968). La raison en est que les méthodes d'investigations de la Mycoflore présentent toutes de graves limitations (MEYER, 1970).

La technique classique de mise en culture après suspension du sol et dilution a fait l'objet de nombreuses critiques (GARRET, 1952 ; WARCUP, 1967 ; MONTEGUT, 1960 ; BURGES, 1967 ; MEYER, 1970) en temps que méthode d'estimation de la densité ; elles portent sur la sélectivité des milieux utilisés, l'effet freinant des bactériostatiques employés et surtout sur le fait qu'on ne puisse préciser si la colonie isolée provient d'une spore ou d'un fragment mycélien. Il nous semble cependant que cette méthode est suffisante pour étudier la façon dont se présente l'hétérogénéité de certaines espèces communément isolées (MIGNOLET et GÉRARD, *sous presse*).

b) CORRÉLATION SPATIALE ENTRE LA MICROFAUNE ET LA MYCOFLORE.

Cependant, lorsqu'il s'agit de mettre en évidence une corrélation entre les répartitions spatiales de la microfaune et de la mycoflore, on se trouve confronté avec le délicat problème de la représentativité. En effet, les échantillons du sol les plus restreints contiennent au maximum quelques dizaines d'animaux, mais au minimum quelques dizaines de milliers de germes fongiques ! Or tous ces germes n'intéressent pas, et de loin, au même degré la microfaune associée : ce qu'elle cotoie, et ce dont elle se nourrit surtout, c'est le mycélium. Dès lors des techniques recourant à des mises en culture favorisant les espèces sporulantes sont à rejeter pour la mise en évidence de corrélations spatiales. En utilisant une technique d'isolement permettant de donner des indications sur l'état des champignons *in situ* (GAMS et DOMSH, 1967) il nous semble possible d'aborder valablement le problème (MIGNOLET, en préparation).

Reste l'emploi des radioisotopes, de la fluorescence et l'observation directe. La première technique, la plus élégante, consiste à ensemencer un sol avec des colonies fongiques cultivées sur un milieu contenant des éléments radioactifs. COLEMAN (1970) a utilisé ce procédé pour calculer la quantité de mycélium ingérée en nature par des Oribates. La spécification des espèces fongiques consommées par la pédofaune nécessiterait soit le recours à différents isotopes marquant sélectivement les champignons (et donc un appareillage capable de discerner la fréquence d'émission des différents traceurs), soit l'emploi d'un seul type d'isotopes marquant différents champignons dispersés dans des milieux non contigus. AUCAMP (1967) a réalisé des expériences de choix avec des Acariens auxquels il présentait différentes espèces d'*Aspergillus* cultivés sur milieu contenant du fluorochrome.

On remarquera que ces différents moyens d'investigation permettent difficilement d'établir entre la mycoflore et la pédofaune des corrélations quantitatives. Les Mycologues ne sont en effet pas encore parvenus à résoudre les problèmes très complexes que posent la quantification de la flore fongique.

3. CONCLUSION : INTÉRÊT DU PROBLÈME

L'ignorance de la diversité et de la complexité des relations qui unissent la Microfaune et la Mycoflore dans le sol rend impossible un compte rendu des phénomènes qui caractérisent cet écosystème. En effet toutes les compo-

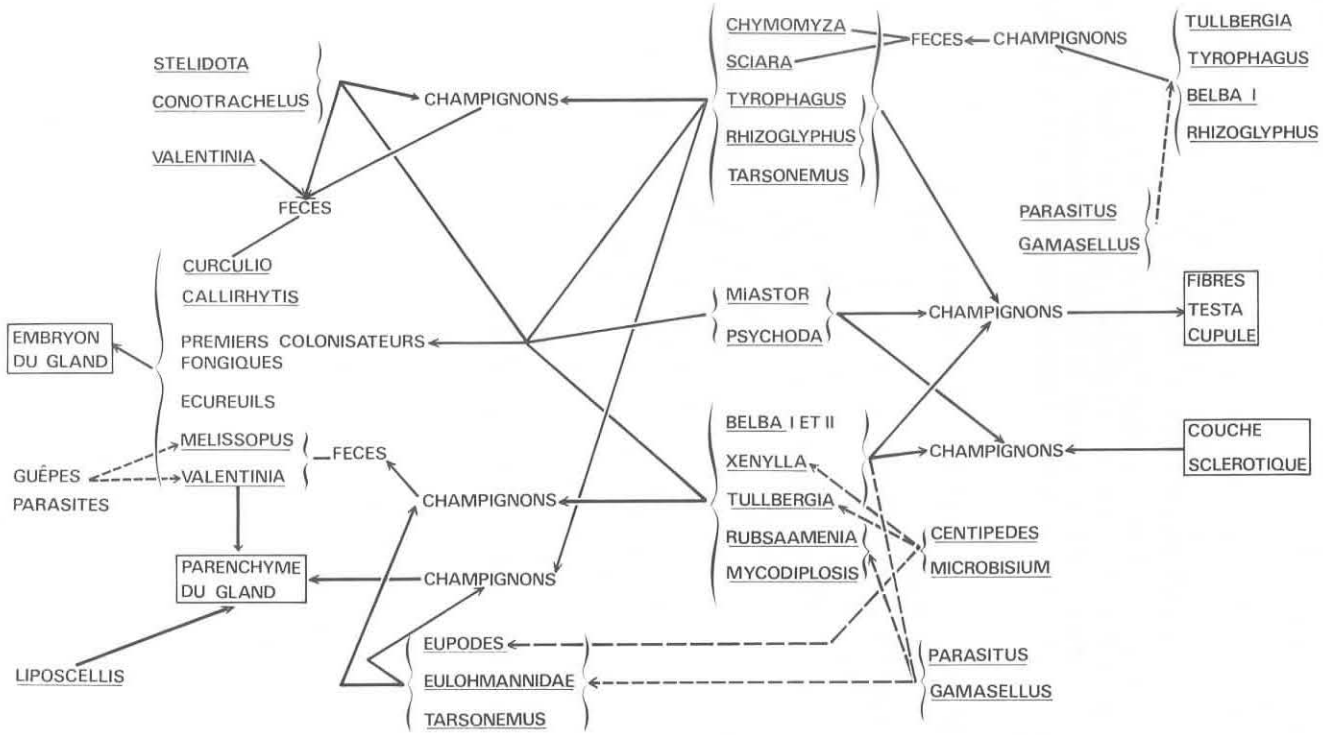

FIG. 1. — Chaîne alimentaire d'animaux contribuant à la décomposition, avec notification (— — — —→) de leurs prédateurs et parasites connus (redessiné de Winston, 1956).

santes des activités de la pédogenèse (fragmentation, brassage, modifications physicochimiques des matériaux organiques) sont soumises à l'interaction de ces deux groupes d'organismes.

Certaines relations entre la pédofaune et la mycoflore sont très étroites, nous l'avons vu ; il devient alors possible de dresser, comme l'a fait WINSTON (1956) dans son étude des successions d'organismes sur les glands de chêne, de véritables « cartes interrelationnelles » (Fig. 1 et 2).

La connaissance de ce type d'interactions peut être très précieuse pour le scientifique qui fait de la recherche appliquée, et doit atteindre le niveau spécifique pour celui qui s'aventure dans le domaine passionnant de la lutte biologique. Elle ne présente pas moins d'intérêt pour la recherche fondamentale en Écologie.

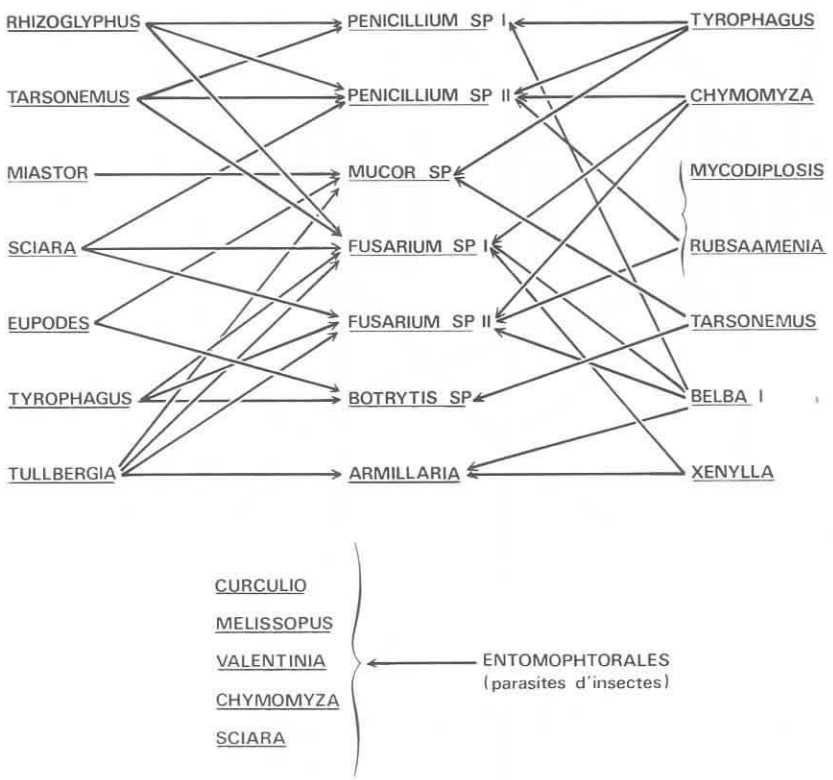

FIG. 2. — Relations génériques mises en évidence entre certains champignons et animaux du sol (D'après Winston, 1956).
Les flèches sont orientées vers la proie.

Summary

Review of current knowledge of interrelations between soil Microfauna and soil Mycoflora

The different types of interactions distinguished by Odum (1962) are shown to exist between soil Microfauna and Microflora. The conclusion is that the most important role of the soil Microfauna is to catalyse the activities of Micro-organisms.

Existing data is mainly from laboratories sources. The present study is also concerned with the methodological problems of establishing those relationships directly from field data.

Remerciement

L'auteur remercie le Professeur Ph. Lebrun, promoteur de ce travail, les professeurs P. Berthet et G. Hennebert, le Dr Ing. G. Gérard et Mlle C. Wibo pour leurs conseils et encouragements. Les recherches qu'il poursuit actuellement sont subsidiées par l'I.R.S.I.A.

Bibliographie

Alexopoulos (C. J.), 1962. — Introductory Mycology. J. Wiley and Sons ed., *New York*, 613 p.

Aucamp (J. L.), 1967. — A fluorescence method for investigating the feeding behaviour of Astigmatid Mites associated with groundnuts. *Proc. Sec. Int. Cong. Acarol.*, Evans ed., Akademiai Kiado, *Budapest*, 573-575.

Bachelier (G.), 1963. — *La vie animale dans les sols.* O.R.S.T.O.M., Paris, 279 p.

Berthet (P.), 1944. — Étude de l'activité des Oribatides d'une chênaie. *Mem. Inst. Sci. Nat., Belgique*, **152**, 152 p.

Bodvarson (H.), 1970. — Alimentary studies of seven common soil inhabiting Collembola of Southern Sweden. *Ent. Scand.*, **1**: 74-80.

Burges (A.), 1967. — The decomposition of organic matter in the soil. *Soil Biology*, Burges et Raw ed., Academic Press, **16**: 479-492.

Cassagnau (P.), 1961. — *Écologie du sol dans les Pyrénées centrales.* Les Biocénoses des Collemboles. Hermann éd., *Paris*, 235 p.

Cayrol (J. C.), 1970. — Contribution à l'étude de la biologie de *Ditylenchus myceliophagus* Goodey 1958, Nématode édaphique mycétophage, *Rev. Écol. Biol Sol*, **7**: 311-350.

Christiansen (K.), 1964. — Bionomics of Collembola. *Ann. Rev. Ent.*, **9**: 147-178.

Coleman (D. C.), and Mc Ginnis (J. T.), 1970. — Quantification of fungus-small arthropods food chains in the soil. *Oïkos*, **21**: 134-137.

Comstock (J. H.), 1950. — An Introduction to Entomology. Comstock Pub. Co. Ithaca, *New York*, 1 064 p.

De Bach (P.), 1964. — Biological Control of Insects pests and weeds. De Bach ed., Chapman and Hall Ltd., *London*, 844 p.

DELAMARE DEBOUTEVILLE (Cl.), 1951. — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. *Vie et milieu,* suppl. **1**, 360 p.

DOBBS (C. G.) et HINSON (W. H.), 1960. — Some observations on fungal spores in soil. *in* « The Ecology of Soil Fungi », Parkinson and Waid eds., *Liverpool Univ. Press,* Liverpool, pp. 33-42.

DOMMERGUES (Y.) et MANGENOT (J.), 1971. — Écologie microbienne du sol, Masson et C^ie^ éd., *Paris,* 796 p.

DUDDINGTON (C. L.), 1963. — Predacious fungi and Soil Nematodes. *in* « Soil Organisms » Doeksen-Van der Drift eds., North Holl. Publ. Co., Amsterdam, 298-304.

EGGINS (H. O. W.) et PUGH (G. H. F.), 1962. — Isolation of cellulose decomposing fungi from the soil. *Nature, London,* **193**: 94-97.

FARAHAT (A. Z.), 1966. — Studies on the influence of some fungi on Collembola and Acari. *Pedobiologia,* **6**: 258-268.

FORSSLUND (K. H.), 1943. — Studier över det lägre Djurlivet i Nordsvensk Skogsmark. Studien über der Tierwelt des Nordschwedischen Waldbodens. *Medd. Stat. Skogsförs,* **34**: 1-283.

GAMS (W.) et DOMSH (K. H.), 1967. — Beitrage zur Anwendung der Bodenwaschtechnick für die isolierung von Bodenpilzen. *Archiv für Mikrobiologie,* **58**: 134-144.

GARRET (S. D.), 1956. — Biology of Root infecting Fungi. *Cambridge Univ.* Press, xi + 293 p.

GÉRARD (G.), 1970. — Répartition spatiale de populations d'Oribates édaphiques. Thèse de doctorat, non éditée, *Louvain,* 171 p.

GISIN, 1948. — Études écologiques sur les Collemboles épigés. *Mitt. Scheiz. Entomol. Ges.,* **21**: 484-515 .

GISIN, 1952. — Ökologische Studien über die Collembolen des Blattcomposts. *Rev. Suisse Zool.,* **59**: 543-578.

HALLIWEL (G.) et RIAZ (M.), 1970. — The formation of short fibres from Nature Cellulose by components of *Trichoderma koningii* Cellulase. *Biochem. J.,* **116**: 35-42.

HARTENSTEIN (R.), 1962a. — Soil Oribatei I. Feeding specificity among forest Soil Oribatei (Acarina). *Ann. Ent. Soc. America,* **55**: 202-206.

HARTENSTEIN (R.), 1962b. — Soil Oribatei VI. *Protoribates lophotrichus* (Acarina : *Haphozetidae*) and its associations with Microorganisms. *Ann. Ent. Soc. America,* **55**: 587-591.

HEAL (O. W.), 1963. — Soil Fungi as food for *Amoebae. in* « Soil Organisms ». Doeksen-Van der Drift eds., North Holland. Publ. Co., *Amsterdam,* 289-297.

HENDERSON (M. E. K.), 1960. — Studies on the physiology of lignin decomposition by soil fungi. *in* « The Ecology of Soil Fungi », Parkinson et Waid eds., Liverpool Univ. Press, *Liverpool,* 286-196.

HUGHES (T. E.), 1959. — Mites or the Acari. Univ. of London, The Athlone Press., *London,* 255 p.

KÜHNELT (W.), 1963a. — Funktionelle Beziehungen zwischen Bodentieren und Mikroorganismen. *in* « Soil Organisms », Doeksen-Van der Drift eds., North Holland Publ. Co., *Amsterdam,* 333-341.

KÜHNELT (W.), 1963b. — Über den Einflusz des Mycels von *Clitocybe infundibuliformis* auf die Steufauna. *in* « Soil Organisms », Doeksen-Van der Drift eds., North Holland Publ. Co., *Amsterdam,* 281-288.

LEBRUN (Ph.), 1968. — Écologie et biologie de *Nothrus palustris.* C. L. Koch 1939 (Acarien, Oribate). *Pedobiologia,* **8**: 223-238.

LEBRUN (Ph.), 1971. — Écologie et biocénotique de quelques peuplements d'arthropodes édaphiques. *Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, **165**, 203 p.

LITTLEWOOD (C. F.), 1969. — A surface sterilisation technique used in feeding algae to *Oribatei. Proc. Sec. Int. Congres Acarol.*, Evans ed., Akademiai Kiado, *Budapest*, 53-56.

LUXTON (M.), 1966. — Laboratory studies on the feeding habits of saltmarsh Acarina with notes on their bahaviour. *Acarologia*, **8**: 163-175.

MACFADYEN (A.), 1964. — Relations between mites and microorganisms and their significance in Soil Biology. *Acarology, fasc. h.s.*, 147-149.

MANKAU (R.) et MANKAU (S.), 1963. — The role of mycophagous Nematodes in the soil. I. The relations of *Aphelenchus avenae* to phytopathogenic soil fungi. *in* « Soil Organisms », Doeksen-Van der Drift eds., North Holland Publ. Co., *Amsterdam*, 271-280.

MEYER (J.), 1970. — Notes de cours. *Université Catholique de Louvain.*

MIGNOLET (R.), 1971. — Étude des relations entre la flore fongique et quelques espèces d'Oribates *(Acari : Oribatei). Compte rendu du V^e C.I.Z.S., Dijon*, 153-162.

MIGNOLET (R.) et GERARD (G.) — Répartition spatiale de la mycoflore dans la litière d'une chênaie, Oikos (sous presse).

MONTEGUT (J.), 1960. — Value of the dilution method. *in* « The Ecology of Soil Fungit », Parkinson et Waid eds., *Liverpool*, Univ. Press, 43-49.

MURPHY (P. W.), 1956. — Soil faunal investigations, 1. Oribatid species cultured and their reactions to culture conditions. 2. Consumption of leaf litter by mites. *Forest Res.*, 1-3.

NEF (L.), 1957. — État actuel des connaissances sur le rôle des animaux dans la décomposition des litières de forêts. *Agricultura*, **5**: 245-316.

NIELSEN (C. O.), 1967. — Nematoda. *in* « Soil Biology », Burges et Raw eds., Academic Press, *London*, **7**: 197-212.

ODUM (E. P.), 1962. — Fundamentals of Ecology (en collaboration avec H. T. ODUM). W. B. Saunders Comp. ed., *Philadelphia*, 546 p.

PARKINSON (D.), 1969. — Studies on fungi in a pinewood soil. IV. Seasonal and spatial variations in the fungal populations. *Rev. Écol. Biol. Sol*, **6**: 147-153.

POOLE (T. B.), 1959. — Studies on the food of Collembola in a Douglas Fir Plantation. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **132**: 71-82.

PUGH (G. J. F.), 1970. — Factors wich influence the early colonisation of organic matter by fungi. *Compte rendu du V^e C.I.Z.S., Dijon*, sous presse.

RAJSKI (A.), 1966. — Nutritional relations in Moss-Mites *(Acari, Oribatei), Problems of Acarology, Ac. Sc. Pologne*, 246-247.

RIHA (G.), 1951. — Zür Oekologie der Oribatiden in Kalksteimhüden. *Zoologische Jahrbücher*, **80**: 408-450.

SÉGUY (E.), 1951. — Atlas des Diptères de France. Boubéé et C^ie, *Paris*, 185 p.

SHEREEF (G. M.), 1971. — Observations on the feeding reproduction and faeces obtained from Oribatid mites on different species of *Penicillium* and *Aspergillus. Compte rendu du V^e C.I.Z.S.*, Dijon, 163-176.

STEINHAUS (E. A.), 1963. — Insect Pathology. Academic Press, London, 689 p.

TRIBE (H. T.), 1961. — Microbiology of cellulose decomposition in soil. *Soil Sci.*, **92**: 61-77.

TRIBE (H. T.), 1960. — Decomposition of buried cellulose film, with special reference of certain soil fungi. *in* « The Ecology of soil Fungi » Parkinson and Waid eds., Liverpool University Press, 246-256.

VON TÖRNE (E.), 1961. — Okologische Experiments mit *Folsomia candida (Collembola). Pedobiologia,* **1**: 146-149.

VON TÖRNE (E.), 1967. — Beispiele für mikrobiogene Einflüsse auf den Massenwechsel von Bodentiere. *Pedobiologia,* **7**: 296-305.

WAID (J. S.), 1960. — The growth of fungi in soil. *in* « The Ecology of Soil Fungi », Parkinson and Waid eds., *Liverpool* Univ. Press, 55-75.

WARCUP (J. H.), 1967. — Fungi in Soil. *in* « Soil Biology », Burges et Raw eds., *Academic Press,* **3**: 51-110.

WINSTON (P. W.), 1956 — The acorn microsere with special reference to arthropods. *Ecology,* **37**: 120-132.

WOODRING (J. P.), 1963. — The nutrition and biology of saprophytic Sarcoptiformes. *Adv. in Acarology,* **1**: 89-111.

WOODRING (J. P.) et COOK (E. F.), 1962. — The biology of *Ceratozetes cisalpinus, Scheloribates laevigatus* and *Oppia nana* with a description of all stages. *Acarologia,* **4**: 101-137.

ZINKLER (D.), 1971. — Carbohydrasen stenbewohlender Collembolen und Oribatiden. *Compte rendu du V^e C.I.ZS., Dijon,* 329-336.